

НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

УДК 574.9 : 595.42

К ИСТОРИИ АРЕАЛОВ И ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ КЛЕЩЕЙ РОДА
DERMACENTOR KOCH, 1844 (IXODIDAE)

А. Бердыев

Использование разных взаимопроверяющих друг друга эколого-паразитологических и зоо-географических критериев позволило предложить взгляды и соответствующие аргументации на происхождение клещей рода *Dermacentor* и путей их расселения.

Клещи рода *Dermacentor*, по мнению многих исследователей, имеют важное значение в патологии сельскохозяйственных животных и человека как переносчики возбудителей трансмиссивных инфекций. Укус некоторых видов клещей вызывает параличи у животных и человека. По этим причинам достаточно хорошо изучены вопросы фауны, экологии, медико-ветеринарной значимости клещей. Вопросы систематики, фауны и распространения клещей этого рода в мире освещены в совокупности работ Померанцева (1950 и др.), Артура (Arthur, 1960), Филипповой (1984), Колонина (1984), Филипповой, Пановой (1987).

За отсутствием палеонтологических данных по клещам вопрос об истории ареалов клещей может решаться гипотетически на косвенных данных. В таких случаях, по мнению Чернова (1984), в воссоздании истории фаун, в зависимости от биологической специфики группы, может быть правомочен подход на основе анализа рецентных ареалов.

Мировая фауна этого рода включает 32 вида в 6 подродах: *Dermacentor* s. str., *Asiacentor*, *Serdjukovia*, *Amblyocentor*, *Indocentor* и *Anocentor*. Подродовая структура рода достаточно хорошо разработана на палеарктическом материале (первые три подрода), подродовой статус американских видов пока неясен. Поэтому мы в дальнейшем рассматриваем виды клещей без внутриродовой структуры. Клещи этого рода распространены в Голарктике, Эфиопской и Индо-Малайской зоогеографических областях (см. таблицу).

Вопрос о центрах расселения животных является одной из важных проблем зоогеографии. Вряд ли надо доказывать, что уточнение истории ареалов и путей расселения отдельных таксономических групп иксодид актуально, поскольку оно проливает свет на историю ареалов их прокормителей и историю нозоареалов передаваемых ими болезней. Между тем до сих пор остаются спорными вопросы о происхождении, центре и путях расселения клещей рассматриваемого рода. Так, впервые на эти вопросы обратил внимание Померанцев (1948). Центром происхождения рода *Dermacentor* он считает нагорья древнего ангарского материка (миоцен, 25 млн. лет). Проникновение клещей в Европу, вероятно, произошло также в миоцене после сокращения морского пролива, отделявшего европейский материк от ангарского. Затем клещи этого рода проникают в Ориентальную область и через Берингийскую сушу в Северную Америку. Таким образом, возникают вторичные центры видообразования, от которых

в позднейшее время идет расселение и обособление отдельных групп *Dermacentor* в Центральную Америку, а из Ориентальной области осуществляется проникновение в тропическую Африку (плиоцен, 5 млн. лет).

В дальнейшем этого взгляда Померанцева придерживался Резник (1970), однако время возникновения этого рода датируется им крайне поздним временем — плейстоценом (2 млн. лет). Белозеров (1976), анализируя жизненные циклы и сезонные адаптации иксодид, сравнивает клещей рассматриваемого рода из Евразии и Америки. При этом автор констатирует, что у американских видов сезонная автономность жизненного цикла отмечена у большинства фаз

Распространение клещей рода *Dermacentor* по зоогеографическим областям

| Вид клещей | Зоогеографические области | | | | | Примечание |
|--|---------------------------|-----------------|------------------|------------|-----------------|---|
| | Пале-аркти-ческая | Неарк-тиче-ская | Неотро-пиче-ская | Эфиоп-ская | Индो-Малай-ская | |
| <i>D. abaensis</i> Teng Kuo-fan, 1963 | + | — | — | — | — | Однохозяин- ный |
| <i>D. albipictus</i> (Packard, 1869) | — | + | — | — | — | |
| <i>D. andersoni</i> Stiles, 1908 | — | + | — | — | — | Вызывает па- раличи |
| <i>D. asper</i> Arthur, 1960 | + | — | — | — | — | Однохозяин- ный |
| <i>D. birulai</i> Olenov, 1927 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. dispar</i> Cooley, 1937 | — | — | + | — | — | |
| <i>D. dissimilis</i> Cooley, 1947 | — | + | + | — | — | |
| <i>D. everestianus</i> Hirst, 1926 | + | — | — | — | + | |
| <i>D. halli</i> McIntosh, 1931 | — | + | — | — | — | » |
| <i>D. hunteri</i> Bishop, 1912 | — | + | — | — | — | |
| <i>D. imitans</i> Warburton, 1933 | — | + | + | — | — | |
| <i>D. latus</i> Cooley, 1937 | — | — | + | — | — | |
| <i>D. occidentalis</i> Marx, 1892 | — | + | — | — | — | Вызывает па- раличи |
| <i>D. parumapertus</i> Neumann, 1901 | — | + | — | — | — | Паразит зай- цев, вызыва- ет параличи |
| <i>D. reticulatus</i> (Fabricius, 1794) | + | — | — | — | — | Собачий клещ, вызывает па- раличи |
| <i>D. sinicus</i> Schulze, 1932 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. variabilis</i> (Say, 1821) | — | + | — | — | — | |
| <i>D. pavlovskyi</i> , Olenov, 1927 | + | — | — | — | — | Однохозяин- ный |
| <i>D. montanus</i> Filippova et Panova, 1974 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. ushakovae</i> Filippova et Pa- nova, 1987 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. pomerantzevi</i> Serdjukova, 1951 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. raskemensis</i> Pomerantzev, 1948 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. silvarum</i> Olenov, 1931 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. antrorum</i> Reznik, 1950 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. marginatus</i> (Sulzer, 1776) | + | — | — | — | — | |
| <i>D. niveus</i> Neumann, 1897 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. nuttalli</i> Olenov, 1929 | + | — | — | — | — | |
| <i>D. nitens</i> Neumann, 1897 | — | + | — | — | — | Паразит сло- нов |
| <i>D. auratus</i> Supino, 1897 | — | — | — | — | + | |
| <i>D. taiwanensis</i> Sugimoto, 1935 | + | — | — | — | + | |
| <i>D. circumguttatus</i> Neumann, 1897 | — | — | — | + | — | |
| <i>D. rhinocerinus</i> (Denny, 1843) | — | — | — | + | — | |

Примечание. Плюс — присутствие, тире — отсутствие видов фауны.

развития клещей, тогда как у клещей Евразии — сокращение — «олигомеризация» фаз развития, имеющих сезонную автономность жизненного цикла. Отсюда автор, ссылаясь на известную работу Догеля об олигомеризации гомологичных органов, местом формирования и основных эволюционных преобразований этого рода иксодид рассматривает не Центральную Азию, а Северную Америку. И, наконец, Колонии (1984), анализируя фауну клещей рода *Dermacentor*, также допускает возможность о первичности американского центра видообразования этого рода. Таким образом, в литературе выдвинуты две различные гипотезы по рассматриваемому вопросу — о возникновении клещей рода *Dermacentor* либо в Старом, либо в Новом Свете.

В своей предыдущей работе (Бердыев, 1985) мы уже писали о возможности возникновения и дальнейшего расселения клещей с пастбищно-норовым типом паразитизма (в том числе и рода *Dermacentor*) в позднем палеогене на азиатском континенте. В настоящем сообщении мы предприняли попытку, на основе анализа и синтеза цитированных выше и других опубликованных работ и привлечения общепринятых эколого-паразитологических и зоогеографических «правил», представить свои взгляды и аргументацию на происхождение и путей расселения клещей этого рода.

Первая группа правил — в паразито-хозяйственных взаимоотношениях существует тенденция сглаживания вредоносности паразита в процессе эволюции; за долгий путь эволюции, как правило, складываются наиболее равновесные и устойчивые взаимоотношения между хозяином и паразитом; по ходу коэволюции паразитов и хозяев отмечается тенденция к взаимoadaptации партнеров, способствующая формированию динамического равновесия между партнерами (Беклемишев, 1954; Балашов, 1982; Жданов, Львов, 1984; Рубцов, 1985, и др.).

Патогенность клещей рода *Dermacentor* для прокормителей варьирует в зависимости от ареала — от равновесного состояния (толерантного) до патологического, порой, заканчивающегося гибелью хозяина. При этом для клещей Евразии характерен в основном первый тип взаимоотношения. Что касается американских видов, то из 12 видов клещей этого рода 4 вида проявляют патогенность для хозяев, выражающуюся в параличах во время паразитирования этих клещей. Наибольшую опасность представляют *D. andersoni*, затем *D. variabilis*, *D. parumapertus* и *D. occidentalis*. Клещевые параличи — одно из значительных заболеваний, ассоциированных с клещами *Dermacentor*. Болеют дикие, сельскохозяйственные животные и человек. У людей бывают смертные случаи (Gregson, 1956). Человек, очевидно, особенно восприимчив к этому заболеванию и может быть парализован от укуса даже одного клеща. Предполагают, что причиной этого заболевания является нейротоксин, который содержится в слюнных железах сосущего клеща. Любопытно, что это заболевание гораздо чаще встречается в западной части Скалистых гор, чем в восточной части. Бывают случаи падежа рогатого скота и ежегодно хозяйствам фермеров наносится большой ущерб.

Паразито-хозяйственные отношения диких животных Северной Америки (Британской Колумбии) и клещей *Dermacentor* проявляются по-разному (Wilkinson, 1970). Анализ данных этого автора показывает, что опоссумы, койоты, ослиные олени, скунсы, американские барсуки как эндемики Неарктики чаще подвергаются клещевому параличу от присасывания клещей *D. andersoni*. В то же время лоси, лисицы, встречающиеся как в Евразии, так и на американском континенте, не подвержены клещевым параличам. Здесь необходимо заметить то, что именно эти и другие полизональные животные, имеющие исторически более древние связи с клещами *Dermacentor*, могли занести этих клещей из Евразии в Северную Америку по Берингийской суше во время неоднократных соединений континентов в прошлом. Кстати, подобный паразитологический подход к проблеме, проливает свет и на вопрос о центре возникновения и путях

расселения диких прокормителей *Dermacentor* (например, северных оленей, лосей, леммингов, обыкновенных лисиц), имеющих общий ареал в обеих частях Голарктики.

Эти же правила попытаемся проанализировать с других позиций. Так, из возбудителей трансмиссивных болезней наибольшую экологическую связь с клещами *Dermacentor* поддерживают риккетсии рода *Rickettsia* (*Dermacentroxenus*) из группы клещевых пятнистых лихорадок. Эти инфекции в Евразии известны как клещевой сыпной тиф Северной Азии [возбудитель — *R. (D.) sibirica*], в Америке — пятнистая лихорадка Скалистых гор [*R. (D.) rickettsi*]. Клещи *Dermacentor* в 1.8 раза более восприимчивы к этим риккетсиям, чем клещи рода *Hyalomma* (Крючечников, 1969). Феномен трансвариальной передачи риккетсии потомству с наибольшим постоянством отмечен у клещей рода *Dermacentor* (цит. по: Балашов, Дайтер, 1973). Эти наблюдения исследователей свидетельствуют о древности отношений клещей рода *Dermacentor* и риккетсий рода *Rickettsia* (*Dermacentroxenus*).

Возбудители группы клещевых пятнистых лихорадок — *R. (D.) sibirica*, *R. (D.) rickettsi*, *R. (D.) conori*, *R. (D.) mooseri* — имеют общее антигенное родство, перекрестный иммунитет. Очевидно, они дивергентно произошли от общих предков. Эти риккетсии для самих клещей непатогенны. Вместе с тем подгруппа риккетсий Нового Света *R. (D.) rickettsi*, как правило, для человека обладает высокой патогенностью, летальность составляет от 5—10 до 70—80 % и выше, тогда как риккетсии из подгруппы Старого Света вызывают доброкачественные заболевания (Здродовский, Голиневич, 1965; Шайман, 1973). В ареале *R. (D.) sibirica*, как предполагается (Шайман, 1973), и циркулируют маловирулентные, авирулентные штаммы, которые обеспечивают латентную иммунизацию населения.

Исходя из приведенных данных, мы логически предполагаем: вирулентные когда-то популяции риккетсий из группы клещевых пятнистых лихорадок эмигрируя с клещами *Dermacentor* из Старого в Новый Свет через Берингию расселились в ареалах основных переносчиков. Благодаря вселению в новую экологическую нишу и последовавшей географической изоляции риккетсии из группы Нового Света сумели сохранить до наших дней почти исходную патогенность для людей. Риккетсии Старого Света как предковые формы, циркулируя в привычных экологических условиях и паразитарных системах, постепенно теряли первоначальную вирулентность в результате эволюционного сглаживания паразито-хозяйинных отношений.

В т о р о е п р а в и л о — область наибольшего разнообразия форм животных является центром возникновения и следовательно первичного расселения данной группы (цит. по: Бобринский и др. 1946; Леме, 1976).¹ В Палеарктике зарегистрировано 17 видов клещей *Dermacentor* из 32 видов мировой фауны (см. таблицу), в Неарктике — 12, в Индо-Малайской области — 3, в Эфиопской — 2. При этом 2 вида (*D. everestianus* и *D. taiwanensis*) заселяют пограничные районы и зарегистрированы как в Палеарктической, так и в Индо-Малайской областях. Следовательно, Палеарктику (Азиатскую подобласть), как область наибольшего разнообразия форм, можно считать центром возникновения клещей рода *Dermacentor*.

Т р е т ь я г р у п п а п р а в и л — область, где живут наиболее примитивные формы данной группы, и есть центр возникновения (цит. по: Бобринский и др., 1946). С этим созвучно одно из правил эволюции групп — «обычно новые группы берут начало не от высших представителей предковых групп, а от сравнительно неспециализированных» (цит. по: Яблоков, Юсуфов, 1976). Эта группа правил находит вполне приемлемые примеры по рассматриваемому

¹ Следует заметить, однако, что это зоогеографическое правило в последнее время дискуссионно поколеблено Еськовым (1984).

вопросу. Общеизвестно, что в Евразии клещи этой группы ведут исходный (примитивный) треххозяинный тип развития. Неполовозрелые фазы развития нападают на мелких млекопитающих, птиц, взрослая фаза паразитирует на сельскохозяйственных животных и на крупных диких млекопитающих. Среди них не отмечены виды, узкоспецифичные к определенным хозяевам. Иная картина наблюдается у американских сородичей клещей этого рода. Там обитают как треххозяинные (*D. andersoni*, *D. occidentalis*, *D. variabilis*), так и однохозяинные виды (*D. halli*, *D. dissimilis*, *D. albipictus*, *D. nitens*). Не исключается наличие переходного (двуххозяинного) типа развития. Наряду с этим там имеются прогрессивно специализировавшиеся формы: *D. parumaper-tus* — заячий клещ, все активные фазы развития которого питаются на калифорнийских зайцах; *D. variabilis* — собачий клещ, нападает и на хищников; *D. albipictus*, *D. nitens* — паразиты крупных копытных. Отмеченная паразито-хозяинная специфичность имеет экологическую причину и возникла, возможно, на почве длительной географической изоляции соответствующих партнеров. Эти сравнительные данные свидетельствуют о том, что Палеарктические виды *Dermacentor* имеют примитивные паразито-хозяинные отношения и, следовательно, возникли раньше, чем их американские сородичи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Происхождение пастбищно-норовых клещей и рода *Dermacentor*, в частности, как мы уже отметили, гипотетически датируется олигоценом (38 млн. лет). Эти клещи, вероятно, паразитировали на животных гиппарионовой фауны и роющих грызунах, обитающих на степных территориях современной Азии. Это положение, как нам представляется, согласуется взаимопроверяющими друг друга аргументами, приведенными в настоящем сообщении и вытекающими из общепринятых паразитологических и зоогеографических правил.

Как свидетельствуют палеонтологические материалы из позднего кайнозоя (Пидопличко, 1950; Шер, 1973) можно считать доказанной общность фауны позвоночных Евразийского и Американского континентов через посредство Берингийской суши, которая исчезла под водой лишь в позднечетвертичную эпоху. При этом происходил сложный обмен млекопитающими, но преобладающим было направление от Старого Света к Северной Америке (Дарлингтон, 1966). В миоцене (25 млн. лет) клещи этого рода могли проникнуть в Европу и Северную Америку по суше, а затем в миоцене-плиоцене — в Африку. Проникшие в Африку формы *Dermacentor* продолжали специализироваться к паразитированию на слонах и носорогах и дошли до наших дней (*D. circumguttatus* и *D. rhinocerinus*). Проникновение некоторых видов клещей *Dermacentor* из Северной Америки в Южную могло осуществиться в плиоцене (5 млн. лет) и позже.

Географическая изоляция американских видов клещей и наличие там новой экологической ниши — специфических абиотических условий и групп позвоночных — эндемиков, не адаптированных к встрече с клещами рода *Dermacentor*, — способствовали специализации этих видов и формированию различных форм цикла развития.

Мнение о направленности эволюции циклов развития иксодид в сторону олигомеризации системы сезонно-циклических адаптаций (Белозеров, 1976) нам представляется малоубедительным по ряду причин. Во-первых, у Догеля (1954) вопрос олигомеризации рассматривается с точки зрения эволюционной морфологии гомологичных органов. Это учение возможно использовать при решении вопросов эволюции анатомических систем, но не поведенческих признаков многоклеточных животных. Во-вторых, мы, так же как и Белозеров (1976), склонны думать, что диапауза у клещей является адаптивным признаком и индуцируется сезонно-климатическими факторами. Если это так, то сумма

сезонно-циклических адаптаций клещей не может служить критерием древности или молодости таксонов. В-третьих, в палеогене и неогене, когда шло формирование ареала клещей этого рода и общий ареал еще не был разорван водными преградами, на планете не было еще климатических поясов, они появились лишь в четвертичном периоде (Синицин, 1980). Следовательно, сезонно-циклические адаптации у клещей могли проявиться после формирования современного ареала клещей рода *Dermacentor*.

Для раскрытия более полной картины рассматриваемого вопроса в дальнейшем необходимы палеонтологический материал, расширение работ по изучению генетической взаимосвязанности популяции клещей (генеогеография), современной систематики, особенно видов Нового Света.

Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 318 с.
- Б а л а ш о в Ю. С., Д а й т е р А. Б. Кровососущие членистоногие и риккетсии. Л.: Наука, 1973. 250 с.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития // Мед. паразитол. 1954. Т. 29, вып. 1. С. 3—20.
- Б е л о з е р о в В. Н. Жизненные циклы и сезонные адаптации у иксодовых клещей (Acarina, Ixodoidea) // Докл. на 28-м ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1976. С. 53—101.
- Б е р д ы е в А. К эволюции основных типов жизненных схем у иксодид (Ixodidae) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 2. С. 134—138.
- Б о б р и н с к и й Н. А., З е н к е в и ч Л. А., Б и р ш т е й н Я. А. География животных. М.: Совет. наука, 1946. 454 с.
- Д а р л и н г т о н Ф. Зоогеография. М.: Прогресс, 1966. 518 с.
- Д о г е л ь В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954. 368 с.
- Е с ь к о в К. Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 24—92.
- Ж д а н о в В. М., Л ь в о в Д. К. Эволюция возбудителей инфекционных болезней. М.: Медицина, 1984. 266 с.
- З д р о д о в с к и й П. Ф. Общие сведения о риккетсиях и риккетсиозах // Руководство по лабораторной диагностике вирусных и риккетсиозных болезней. М.: Медицина, 1965. С. 468—481.
- К о л о н и н Г. М. Мировое распространение иксодовых клещей. М.: Наука, 1984. 94 с.
- К р ю ч е ч н и к о в В. Н. Взаимоотношения клещей надсемейства Ixodoidea с риккетсиями *Dermacentroxenus sibiricus* и *Rickettsia prowazeki* // Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М. 1969. 14 с.
- Л е м е Ж. Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 309 с.
- П и д о п л и ч к о Н. Г. История фауны степей // Животный мир СССР. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 492—526.
- П о м е р а н ц е в Б. И. Основные направления эволюции Ixodoidea (Acarina) // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 10. С. 5—19.
- П о м е р а н ц е в Б. И. Иксодовые клещи (Ixodidae). Паукообразные. Л., 1950. 223 с. (Фауна СССР. Т. 4, вып. 2).
- Р е з н и к П. А. Особенности ареалов и пути формирования фауны иксодовых клещей Советского Союза // Фауна Ставрополя. Ставрополь, 1970. С. 3—187.
- Р у б ц о в И. А. Симбиогенез и его значение для эволюции // Паразитология на начальном этапе. Киев: Наукова Думка, 1985. С. 191—200.
- С и н и ц и н В. М. Природные условия и климаты территории СССР в раннем и среднем кайнозое. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 104 с.
- Ф и л и п п о в а Н. А. Таксономический статус клещей Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы ее изучения // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 1984. Т. 32. С. 61—78.
- Ф и л и п п о в а Н. А., П а н о в а И. В. Новый вид иксодового клеща — *Dermacentor ushakovae* sp. n. (Ixodoidea, Ixodidae) из Казахстана и Средней Азии // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 450—458.
- Ч е р н о в Ю. И. Предисловие // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука, 1984. С. 3—4.
- Ш а й м а н М. С. Клещевой риккетсиоз Азии в Западной и Средней Сибири // Автореф. дис. . . докт. биол. наук. М., 1973. 31 с.
- Ш е р А. В. Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем Кайнозое // Берингия в кайнозое (матер. Всесоюз. симпозиум). Владивосток, 1976. С. 227—241.

- Я б л о к о в А. В., Ю с у ф о в А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 1976. 335 с.
A r t h u r D o n R. Ticks. A monograph of the Ixodoidea. Part V On the genera Dermacentor, Anocentor, Cosmiomma, Boophilus and Margaropus. Cambridge. At the University Press, 1960. P. 1—251.
G r e g s o n J. D. The Ixodoidea of Canada. Canada Departament of agriculture, Kamloops, British Columbia, 1956. 92 p.
W i l k i n s o n P. R. Dermacentor ticks on wildlife and new records of paralysis // J. Entomol. Soc. Brit. Columbia. 1970. Vol. 67, N 1. P. 24—29.

Институт зоологии АН Туркменской ССР,
г. Ашхабад

Поступила 4.05.1987

ON THE HISTORY OF AREAS AND WAYS OF DISTRIBUTION OF TICKS OF THE GENUS
DERMACENTOR KOCH, 1844 (PARASITIFORMES, IXODIDAE)

A. Berdyev

S U M M A R Y

The mutually checking parasitological and zoogeographical criteria for the issue in question made it possible to express the viewpoint and present supporting data on the origin and spread of *Dermacentor* ticks. Their origin was dated back to Oligocene (38 mln years ago). Having appeared in Angar Mainland, the ticks spread by land in Europe, North America (Miocene, 25 mln years ago) and Africa (Pliocene, 5 mln years ago). The list of species according to zoogeographical regions is given.
